

基于自然加倍为主体的DH双轮回选择 玉米育种技术体系的构思

才卓, 徐国良, 郭琦, 刘小丹, 任军, 代玉仙, 李淑华, 于明彦

(吉林省农业科学院单倍体育种技术创新研究团队, 长春 130033)

摘要: 依据相关理论和育种实践提出, 在单倍体规模化育种技术基础上, 应用单倍体轮选遗传修复原理, 纳入主体杂优模式双向轮回选择育种理念, 融入分子辅助设计、数据采集与分析处理等现代技术, 构建“基于自然加倍为主体的单倍体双轮回育种集成技术体系”。通过对主体杂优模式的双向DH轮回循环选择改良, 逐步累加农艺性状相关有益基因频率, 快速聚合雄穗自然加倍基因, 随育种进程逐步深入, 形成两个相互对应的单倍体高自然加倍商业化核心种质群, 逐步摆脱复杂苛刻的实验室或工厂化加倍技术环节, 步入简捷高效的单倍体田间自然加倍技术体系。该体系能够实现育种技术全新跨越, 大幅度提高育种效率, 缩短育种年限, 简化操作流程。

关键词: 玉米; 双轮回选择; 单倍体自然加倍; DH系

中图分类号: S513.035.2

文献标识码: A

Conception of New Maize Breeding System Based on Spontaneous Doubling Capabilities Integrated into Recurrent Selection Scheme

CAI Zhuo, XU Guo-liang, GUO Qi, LIU Xiao-dan, REN Jun, DAI Yu-xian, LI Shu-hua, YU Ming-yan

(Research Team of Technological Innovation in Haploid Breeding,

Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, China)

Abstract: Based on related theory and breeding practice, at the foundation of scaled haploid breeding technique, the genetic repairing mechanism of the haploids was applied to recover its doubling capabilities in recurrent selection scheme in this article. We are integrated this recovering doubling capabilities into the main frame of the bidirectional heterotic group breeding practice using recurrent breeding selection concept, and also incorporated into modern technologies of molecular assisted design, and data collection and analysis, to construct a “double recurrent breeding integrated technology system of the haploids, mainly to enhance the spontaneous doubling rate.” Through the improvement of recovering haploids doubling rate into the main frame of bidirectional heterotic group recurrent breeding scheme, we are able to rapid accumulate spontaneous doubling genes of the male tassel, and also cumulatively to combine useful genes together for useful agronomic traits improvement. Follow the progression of breeding, we are able to generate two high haploid doubling commercial core germplasm heterotic groups of male and female. These two source materials help to give high haploid doubling rate, to help to bypass complicate and toxic laboratory or industrialized chromosome doubling procedures, and to help to establish a very simplified and high throughput “field haploid spontaneous doubling technology system”. This improved system can accomplish new crossing of breeding technology, greatly improve breeding efficiency, reduce breeding time, and simplify breeding procedures.

Key words: Maize; Recurrent selection; Spontaneous doubling in haploid; DH line

录用日期: 2018-01-10

基金项目: 国家“863”项目“玉米杂种优势利用技术与强优势杂种创制(2016YFD0101203-3)”、吉林省农业科技创新工程项目“玉米单倍体规模化育种技术研究及示范(CXGC2017ZD008)”

作者简介: 才卓, 研究员, 农业部东北中部玉米生物学与遗传育种重点实验室主任, 玉米遗传育种家。

20世纪末,随着经贸全球化、市场一体化进程的加快,种业国际竞争日益加剧。从表象上看,这种竞争是经济实力的角逐;从实质上看,这种竞争是科技创新能力的博弈。面对全新的国际竞争形势,种业要想在未来的市场竞争中占有一席之地,必须迅速提升竞争能力与育种水平。种业整体竞争力与育种技术水平体现出在遗传资源、育种体系、商业运作等方面,但育种技术体系是承前启后和保证持续推出丰产、优质、抗逆、抗病和广适应新品种、立足市场的根本。

本文依据课题组及国内外同行的研究成果,结合国际种业公司的商业育种模式,提出基于自然加倍为主体的DH双轮回选择玉米育种体系的构想,以全面应用推动我国玉米育种健康快速发展。

1 自然加倍的DH双轮回育种的理论基础

作物育种作为一门学科,经过100多年的发展,积淀了诸多创新成果与实用技术,几经传承已从过去的经验科学锐变成为现代的精准科学,其中,双轮回选择与DH快速纯合最具商业价值^[1]。

1.1 双轮回选择技术是育种技术的基石

双轮回选择技术的实质是对母本和父本两个杂种优势群同时进行循环改良的商业育种技术,其重要作用在于通过连续多轮选择,建立遗传基础丰富、优良等位基因高度聚合的母本和父本杂种优势群。连续选择农艺性状的同时利用对应优势群的骨干系相互作为测验种进行配合力的测定,通过始终保持两群间的遗传距离,确保或增强两个杂种优势群双轨并进的改良。能逐步增加各优势群体内育成自交系有益等位基因的频率,并确保杂种优势群体内的遗传多样性。随着轮回选择周期的延续,有益基因位点在群体内积累,母本和父本群体的一般配合力不断提升,两群之间的遗传距离得以保持或逐步增大,实现杂种优势群的整体优化和提升。这是现代商业育种技术体系的核心,也是美国百年来玉米育种理论与实践经验的发展与传承,已成为各大国际种业公司玉米育种的基石^[2~4]。

1.2 DH技术研究新成果的应用与完善

近10年来,DH(双单倍体)育种方法迅速完善与提升,以其耗时短、成本低、纯合程度高等特色,显露出常规系谱法选育自交系无法与之相比的突出优势,达到了以往所有育种方法难以达到的快速纯化速度,正在促进着我国玉米品种改良的跨越式飞跃,已被公认为商业育种体系中最具发展潜力的育种技

术,被育种家广泛尝试与应用。目前,对一般规模育种团队而言,杂交诱导环节规模化批量获得10万单倍体子粒已并非难事,技术上已相当成熟。但是,进入到批量加倍环节,对几万粒单倍体种子成功加倍,批量获得DH系(双单系),还是难以攻破的技术“瓶颈”,也是显示国际种业科技竞争实力的制高点。

目前,单倍体加倍途径主要有两种,自然加倍途径是依靠单倍体本身遗传调控机制,在自然条件下恢复育性,但大多材料加倍率极低,不同基因型和不同环境均对加倍率有很大影响,一般加倍率在0~10%,这也是大多数育种家不能实际应用的技术瓶颈。人工加倍途径是采用秋水仙素等药剂处理根或芽(分生组织),优良材料加倍效率可达30%以上,但缺点是大多加倍药剂有剧毒,对环境污染大,人体接触易引起细胞恶变,加之技术环节繁琐,操作要求苛刻,幼苗死亡率高,成功保障系数不稳定。目前,仅有大型国际种业公司大规模应用,技术属高度保密,外界难得而知^[5~7]。

因此,从自然加倍、人工加倍两个方向开发简捷快速、廉价高效的加倍技术是我国育种家亟待攻克的目标。

1.3 自然加倍性遗传方法研究与材料创制获重大突破

多年实践发现,单倍体雌穗育性恢复率在70%以上,而雄穗育性恢复效率极低,大多数材料仅在5%以下,甚至为零。因此,雄穗加倍能力成为制约单倍体技术广泛应用的“瓶颈”。

近年来,课题组重点研究自然加倍这一关键环节,致力于自然加倍能力的轮回选择和遗传修复的方法研究。实践中发现,单倍体雄性育性的恢复能力是易受环境影响较大的可遗传性状,以先玉335杂交种F₁代为基础材料,进行DH轮回选择,发现单倍体雄穗自然加倍能力具有极显著的累加遗传效应,虽然这种遗传效应表现看较微弱,但DH轮回选择确可成倍地提高,证明玉米自身遗传系统具有单倍体雄穗自然加倍遗传恢复(修复)能力。两轮选择所获的DH²系再次杂交组群,再经杂交诱导获得单倍体植株平均雄穗散粉率高达85.15%,结实率高达66.18%,分别是原始群体直接诱导单倍体株的6.99倍和9.86倍(专利申请号:201610280480.0)。

在自然加倍能力轮选修复研究的同时,也创制出DH³自交系-吉Gjb335DH³,也因为经3轮全基因组配子体选择,最大限度地聚合了优良基因,淘汰了有害基因、劣性基因,农艺性状好,植株长势强,组配出多个优良组合进入区域试验。至今已可以肯定,

单倍体高自然加倍育种材料虽然稀缺,但能够被发掘与创制,伴随单倍体育种规模不断扩大,陆续还会有更多的单倍体高自然加倍能力的自交系或DH系

不断被育成与发现,目前,已知的高自然加倍能力材料还有豫8701、吉4F1、GF1、613-2等^[8]。

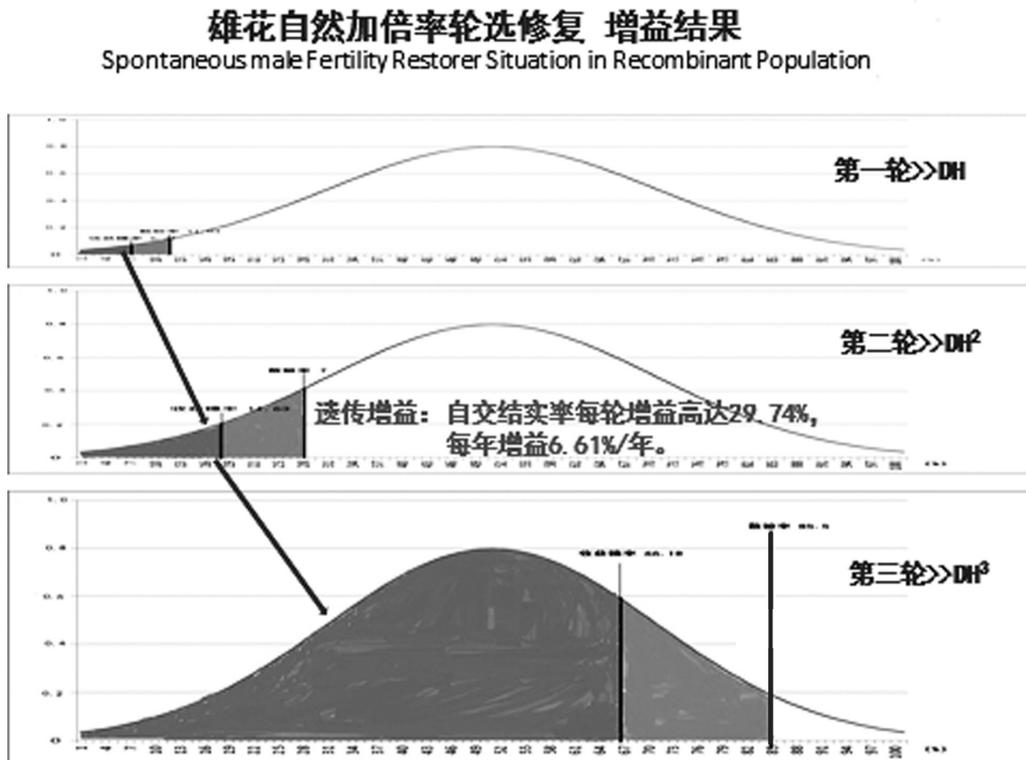


图1 单倍体三轮自然加倍率轮回选择结果

Fig.1 Spontaneous male fertility restorer situation in recombinant population

1.4 雄穗自然加倍性遗传基因获得初步定位

单倍体雄穗自然加倍能力是近年才被遗传育种家所面对及关注的重要遗传性状,因其受到复杂因素影响,对于雄穗育性恢复相关基因克隆或QTLs的发掘与定位研究极少。近几年,由于雄穗高加倍材料连续被创制及发现,单倍体高加倍能力QTL定位和基因克隆方得以实施,取得了快速进展。

利用高频单倍体雄穗育性恢复自交系豫8701和吉4F1分别与低频育性恢复自交系郑58构建不同遗传背景的单倍体株群体,对单倍体雄穗露药率和露药两个性状进行定位遗传研究,在多条染色体上获得8个相关QTL位点,初步定位到第1、3、4和6号染色体上,其中6号染色体的qhm4位点是关键位点。利用叠氮化钠处理诱导单交种,发现花粉活力较高的单倍体突变株,在此突变体中发现*fdr1*基因表达与单倍体花粉量相关,通过调控减数一次分裂核再组的方式有效提高花粉量,提高自然雄穗加倍率^[9]。

可见,充分利用这些遗传基因及QTL位点,通过分子辅助的遗传改良方法能够大幅度地提高群体

的自然加倍效率,选育高加倍率DH自交系。

2 双轮回选择育种体系的待实践

近10年来,国内外玉米单倍体育种技术飞速发展并日趋成熟,虽然培育出吉单441等多个生产上大面积应用的优异品种^[10],但距育种家理想的完全基于自然加倍的单倍体规模化育种技术体系还有相当大的差距,需要链接的板块和累积的要素还很多,亟待奠定相关基础。

2.1 高加倍育种材料的发掘、创制与累积

目前,雄穗高加倍能力的育种资源极其匮乏,远远不能满足商业育种所需,亟待通过各种方法筛选、合成、创制具备雄穗高加倍能力的优异育种材料与自交系。积淀出充分的雄穗高加倍能力优异育种材料与自交系,才能使单倍体育种方法真正变成简单、快捷、高效,才能进一步跨越式地提高育种效率。

2.1.1 雄穗高加倍育种资源材料的筛选

发掘特异资源是育种的起点。目前,全国范围内DH规模化育种实践已全面铺开,伴随着各地单倍体育种技术的全面普及深入,更多的类似豫8701、

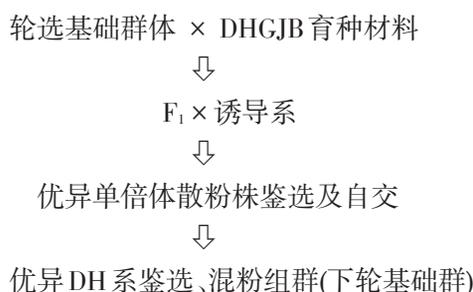
吉4F1等高自然加倍能力育种材料会被陆续发掘和筛选,从而农艺性状优良的雄穗高加倍能力的自交系也定能被愈来愈多地创制并用于商业育种。

2.1.2 雄穗高加倍育种群体的轮选创制

玉米杂种优势群是育种的基础。优选来自优势群体、农艺性状优良的自交系组建核心基础群(黄改、黄旅、SS、NSS等),采用单倍体轮选遗传修复的方法,自然加倍选育DH系,次代再优选农艺性状优良的DH系相互混粉杂交组群,再次杂交诱导,连续循环选择3轮,所获得的DH系(单倍体株群)雄穗自

然加倍率大幅度提升,每轮提高29.7%,每代提升6.61%^[11]。多轮遗传修复鉴定过程中,由于在单倍体遗传背景下消除显性基因掩盖作用,大幅度提高选择效率,群体产量水平及相关农艺性状获得显著改良的同时,也可获得具有高自然加倍率和综合性状优良的自交系。当然,单纯地从群体改良起步所需时间较长,但杂交导入高自然加倍基因后的群体再进行轮回选择速度更快,效果更好。

培育高自然加倍率商业化核心种质过程:

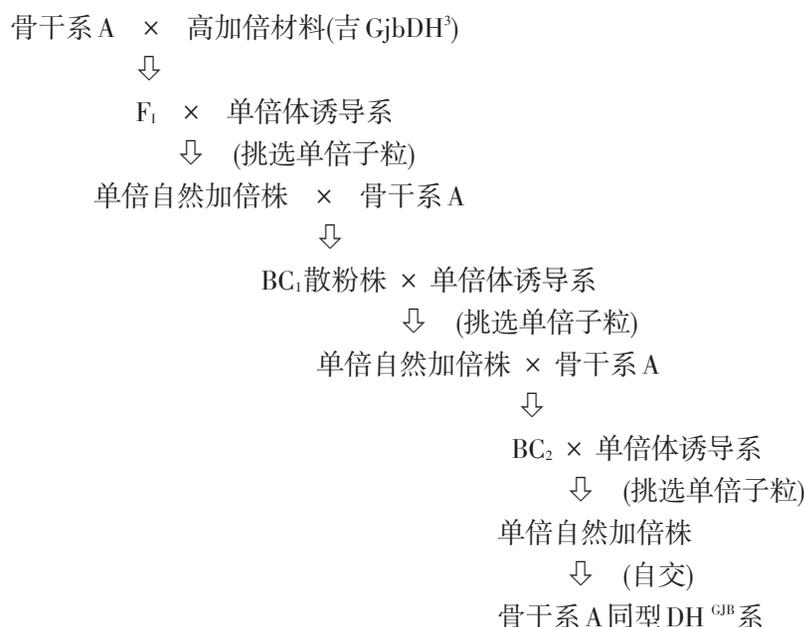


2.1.3 高加倍能力骨干自交系的回交转导

具有两套相互对立的杂优类群骨干系是育种的关键。对一个团队而言,各自所围绕的优势群和经常使用的骨干材料并不多。因此,着手充分应用现有技术(杂交诱导、回交诱导与分子辅助)与高自然加倍能力育种材料,对主要优势群的骨干自交系进行高加倍能力改良非常必要。利用已知的高自然加倍材料吉gjbDH³、豫8701、吉4F1等与各自骨干自交

系分别作为非轮回、轮回亲本,连续几轮回交、自然加倍选择就可以创制出不同优势群、不同血缘、不同熟期的同型的高自然加倍能力的系列骨干系,一般情况下转导第一次就可提高加倍率10%以上。当然,回交所选高加倍材料尽可能来自同一杂优类群,瑞德群可选吉gjb335DH³,蓝卡群可选吉4F1,中间类型可选豫8701。

高加倍系回交转导程序:

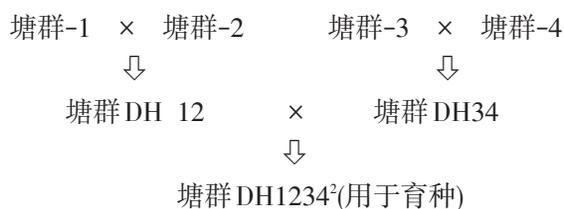


2.1.4 高加倍能力自交系的创制

单倍体雄穗育性是由多个基因控制的数量性

状。因此,相关基因位点聚集越多,雄穗育性恢复能力就越强,加倍率越高。因此,不断选育出中高自然

加倍能力的DH系,DH系间不断相互再杂交,DH²、DH³系自然加倍率也随之不断提高,这种渐变趋势已经愈来愈明显,使得高加倍率相关基因在各杂种



2.2 单倍体高加倍性能分子标记的发掘

由于单倍体雄穗自然加倍能力可以通过目标亲本的重组和选择进行改良,但进行雄穗育性恢复能力表型选择工作量巨大,特别费时费力,人力物力难以承担。为提高单倍体雄穗育性恢复选择效率与速度,一些学者提出开发利用分子标记选择及单倍体加倍能力分子设计的育种,借助分子标记筛选具有单倍体雄穗育性恢复基因位点的植株进行加倍,以提高选择效率,大幅度降低成本,加速育种进程。

以前,受单倍体自然加倍材料匮乏所限,QTL精细定位及基因克隆研究更少,自然加倍有关的遗传信息几乎是空白。目前所获得结果,自然加倍基因初步定位在1,3,6,9号染色体上。其中,6号染色体的qhm4是关键位点,在标记IND1658和IND167之间,两个标记之间的物理距离大约为1.2 Mb。对此区间的候选基因进行生物信息学分析,认为控制第一次减数分裂缺失基因*afd1*是候选基因;同时也有研究,通过对国外主要遗传材料进行筛选,得到高、低频单倍体雄穗育性恢复材料GF1、GF3,诱导GF1×GF3杂交种F₁代单倍体进行遗传研究,在第1,5和6号染色体上分别定位到3个与单倍体雄穗育性恢复相关QTL位点,其中5号染色体上的qsh-gd1为主效位点^[12,13]。

2.3 玉米生物与遗传信息的积累

进入21世纪,现代育种在技术层面上,需要各种现代技术如生物技术、遥感技术、图像处理技术、基因测序技术等综合运用,帮助育种家分析理解重要农艺性状的生理过程和遗传调控机理。育种中的后代选择也不再是仅仅凭育种家经验和依据田间表现,而是使用基因分型和表现型分型技术,创建利用分布于整个基因组分子标记的预测模型对育种后代进行综合选择,再在田间对性状表现加以验证,从而事半功倍地大幅度地提高育种效率。

单倍体育种也不例外,分子标记辅助育种及分子设计已经成为品种改良必不可少的现代技术手段,其运用的基本条件是依据玉米基因组的分子标

优势群积累。不同单位间的DH系相互杂交,更能促进自然加倍基因聚合及农艺性状的提升。

塘群聚合改良示意图:

记精准定位及遗传信息,更需要从分子遗传学水平解析基因功能和调控网络,破解单倍体自然加倍生物学机理、遗传学机理,再逐步过渡到分子标记选择及分子设计工程化育种^[14~19]。

目前,为使单倍体高加倍能力分子标记与遗传信息尽快应用于分子设计育种,亟待以新获得的高自然加倍资源为试验材料,系统精准定位单倍体雄穗育性恢复能力相关的主效QTL,发掘QTL紧密连锁分子标记及克隆主效基因。

3 构建基于自然加倍为主体的单倍体双轮回育种技术体系

进入21世纪,玉米种业面对日趋激烈的国际竞争新形势,根据中国国情,非常有必要将尚处于刚刚起步应用发展与完善阶段的单倍体快速纯合选系、分子标记辅助选择、遗传资讯大数据系统3大新技术有机地整合到双轮回选择技术体系中,结合单倍体雄穗自然加倍性轮选和遗传修复方法,导入单倍体高加倍能力育种材料(基因),进行系统集成创新,构建基于自然加倍为主体的玉米单倍体双轮回育种工程化技术体系,一定能跨越式地提高育种效率,其实用意义非常重大。

3.1 单倍体双向轮回选择育种技术体系宏观运行模式

图2为基于多个杂种优势群同步改良的单倍体双轮回育种集成技术体系宏观运行模式。体系运行过程中建立起以育种家为中心的种质资源、信息资源互联互通的协作交流管理机制非常重要,多个育种家团队同时依托单倍体规模化育种技术,面对m杂种优模式进行双向轮回改良,第n轮产出k个母本DH系和i个父本DH系,所得种子进入资源库,所得数据进入数据库,优异DH自交系步入组合选育板块。体系运行过程中多种杂种优势模式同时改良过程中,自然加倍材料比重会逐年提升。当然,在这个体系运行过程中有意识地加大自然加倍选系重心具有极大的促进作用,直至过渡到以自然加倍为主体。

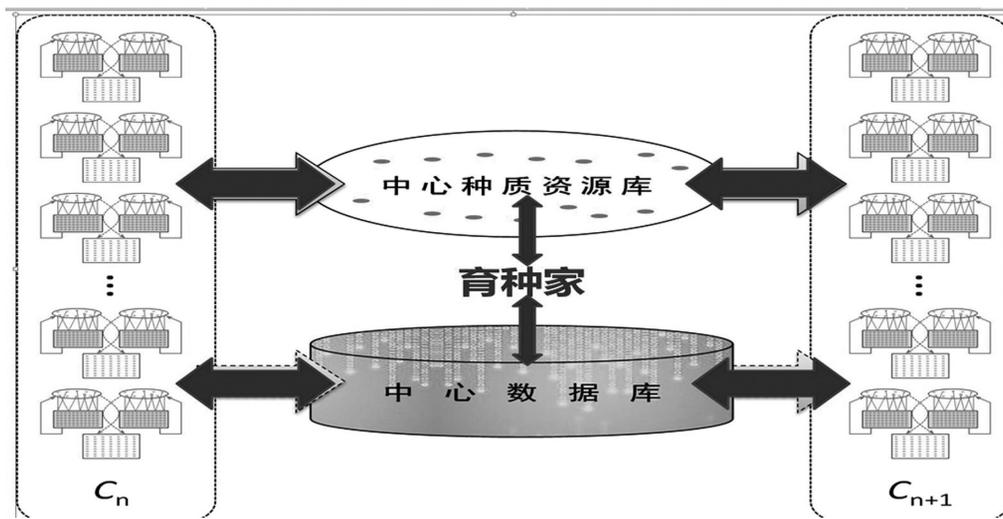


图2 基于多个杂种优势群同步改良的DH双轮回选择理论的育种体系模式

Fig.2 Maize breeding model based on DH reciprocal recurrent selection in multiple heterotic groups

3.2 基于自然加倍为主体的单倍体双轮回育种技术体系运行模式

对中国玉米育种而言,当务之急是在杂交诱导单倍体规模化育种技术基础之上,纳入双向轮回选择育种理念与模式,融入现代分子辅助、数据采集与分析处理等现代育种新技术,应用单倍体轮选遗传修复方法原理,构建基于自然加倍为主体的单倍体双轮回育种集成技术体系,实现育种方法和技术体系的新跨越。其技术关键是基于自然加倍为主体的杂交诱导单倍体规模化育种方法,以主体杂优模式

双向轮回选择为基石,以单倍体雄穗轮回选择遗传修复方法为手段,以两个对应优势群互为测验种,进行双向DH轮回循环选择改良。随着育种周期的逐步递增,农艺性状和配合力相关有益基因频率逐步累加,雄穗自然加倍基因也同时得以快速聚合,形成两个单倍体高自然加倍商业化核心种质群。伴随骨干种质内制约雄穗育性恢复基因逐步被淘汰,摆脱复杂苛刻的实验室或工厂化加倍技术环节,形成简捷高效的“单倍体田间自然加倍技术体系”(图3)。

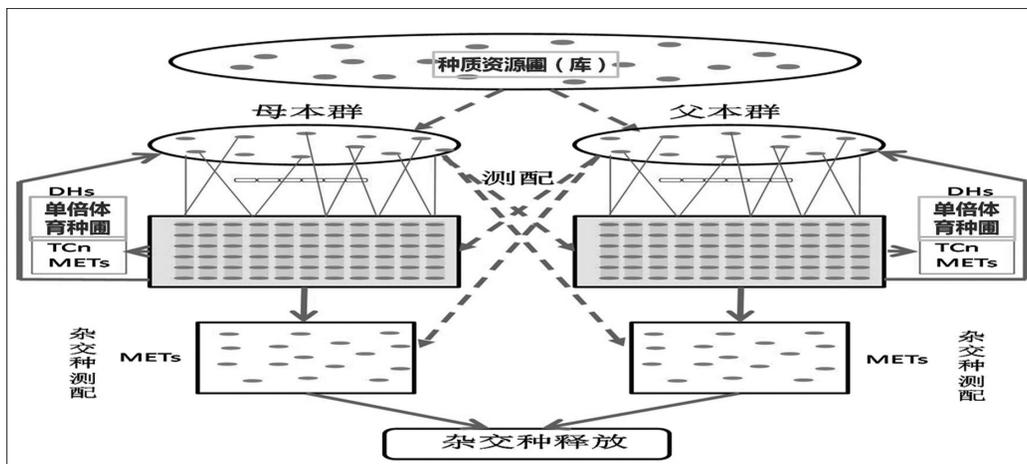


图3 基于一对杂种优势群同步改良的DH双轮回选择理论的育种体系模式

Fig.3 Maize breeding model based on DH reciprocal recurrent selection in a couple of heterotic groups

3.3 单倍体双向轮回选择育种技术体系基本运行流程

同时对母本群(SS 群等)、父本(NSS 群等)群分别进行轮回改良,连续用遗传类群内不同选系基础材

料间生产出的DH系再组建新的基础群(遗传背景较为宽泛),轮回选择n轮产生DHⁿ系,形成血缘关系对应的两套核心种质群。不同阶段按遗传类群导入优异新材料,再轮回批量产出新的自交系(DHⁿ⁺¹)。同

时,采取将高自然加倍率特性回交导入到两套血缘对立的骨干自交系或核心种质群中,再整合融入该育种体系,批量产出同型的高自然加倍率自交系,以此为基础形成商业化核心种质,实现快速、高效、简捷选育DH自交系,批量测试与推出耐密、广适新组合。

运行过程中为最大限度减少用工成本,可先对杂交诱导获得的单倍体子粒采用自动化机械分拣技术实现准确淘汰二倍杂合子粒^[20];再对所获得的单倍体子粒催芽,切取芽鞘利用专用分子标记辅助选择技术,最大限度淘汰难以加倍的幼苗;对具有雄穗育性恢复基因的单倍体幼苗进入自然加倍选系程序,移栽田间精细管理,而被检测评定为低频雄穗育性恢复的单倍体幼苗可以通过人工加倍程序,进行相应处理选系。流程为:育种基础群杂交诱导(隔离区)→人工或机械化分选单倍子粒→单倍体子粒温室盘育苗→单株剪叶提取DNA→实验室分子标记选择(多可性状兼顾)→入选单株移栽田间→散粉株套袋、自交授粉→收获DH₀果穗→DH系鉴定与测配→决选优异DH系→选育系育种应用。

构建基于自然加倍为主体的单倍体双轮回育种技术体系与技术平台,实现玉米育种方法整体升级,能大幅度提升育种的效率和技术水平,将再次推动玉米育种再次跨上新台阶。

参考文献:

- [1] 才卓,等.玉米单倍体雄穗自然加倍性轮选遗传修复与高加倍率材料的创制[J].玉米科学,2016,24(4):1-6.
Cai Z, et al. Selection experiment of high spontaneous male-fertility-restorer frequency maize population[J]. Journal of Maize Sciences, 2016, 24(4): 1-6. (in Chinese)
- [2] 董占山,高玉峰,柴宇超,等.玉米育种理论技术新拓展与商业育种实践[J].玉米科学,2016,24(1):1-7.
Dong Z S, Gao Y F, Chai Y C, et al. Advances in maize breeding technologies and commercial breeding practices[J]. Journal of Maize Sciences, 2016, 24(1): 1-7. (in Chinese)
- [3] 董占山,卢洪,柴宇超,等.中国特色的玉米商业育种体系构建[J].玉米科学,2015,23(1):1-9.
Dong Z S, Lu H, Chai Y C, et al. Concept and practices of maize commercial breeding in China[J]. Journal of Maize Sciences, 2015, 23(1): 1-9. (in Chinese)
- [4] Hammer G L, Dong Z, McLean G, et al. Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the U.S. corn belt[J]. Crop Science, 2009, 49(1): 299-312.
- [5] 才卓,徐国良,任军,等.玉米杂交诱导单倍体选育自交系技术规范修订版[J].玉米科学,2013,21(2):1-5.
Cai Z, Xu G L, Ren J, et al. Technique specifications for the breeding of maize inbred line using haploid induction from cross hybridization[J]. Journal of Maize Sciences, 2013, 21(2): 1-5. (in Chinese)
- [6] 张铭堂,徐国良,才卓.玉米自交系选育的理论基础与实践经验[J].玉米科学,2010,18(2):1-4.
Zhang M T, Xu G L, Cai Z. Theoretical foundation and practice experience of breeding for maize inbred lines[J]. Journal of Maize Sciences, 2010, 18(2): 1-4. (in Chinese)
- [7] Rotarencu V, Dicu G, Mihailov M, et al. Selection and breeding experiments at the haploid level in maize[J]. Journal of Plant Breeding and Crop Science, 2012, 4(5): 72-79.
- [8] Shatskaya O A, Zabirova E R, Shcherbak V S. Autodiploid lines as sources of haploid spontaneous diploidization[J]. Maize Genet Coop Newsl, 1994, 68: 51-52.
- [9] Sugihara N, Higashigawa T, et al. Haploid plants carrying a sodium azide-induced mutation(fdr1) produce fertile pollen grain due to first division restitution(FDR) in maize(*Zea mays* L.)[J]. Theor Appl Genet, 2013, 126: 2931-2941.
- [10] 刘小丹,任军,代玉仙,等.早熟高产优质玉米杂交种吉单441选育报告[J].现代农业科技,2014(24):61,70.
Liu X D, Ren J, Dai Y X, et al. Breeding report of early maturity, high yield and good quality maize hybrid[J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2014(24): 61, 70. (in Chinese)
- [11] Cai Z, Xu G L, et al. High spontaneous male-fertility-restorer frequency in maize[J]. Maize Genet Coop Newsl, 2017, 91.
- [12] 吴鹏昊.玉米生物诱导单倍体雄穗育性恢复研究[D].中国农业大学,2014.
- [13] 任姣姣.玉米单倍体自然加倍遗传及育性恢复主效QTL定位研究[D].中国农业大学,2017.
- [14] Francia E, Tacconi G, Crosatti C, et al. Marker assisted selection in crop plants[J]. Plant Cell Tissue Organ Cult, 2005, 82: 317-342.
- [15] 董春水,才卓.现代玉米育种技术研究进展与前瞻[J].玉米科学,2012,20(1):1-9.
Dong C S, Cai Z. Current status and perspectives of maize breeding technologies[J]. Journal of Maize Sciences, 2012, 20(1): 1-9. (in Chinese)
- [16] Messina C D, Podlich D, Dong Z, et al. Yield-trait performance landscapes: from theory to application in breeding maize for drought tolerance[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62: 855-868.
- [17] 陈绍江.作物育种工程化与育种学科创新探讨[A].中国作物学会.2017年中国作物学会学术年会摘要集[C].中国作物学会,2017.
- [18] Cooper M, Messina C D, Podlich D, et al. Predicting the future of plant breeding: complementing empirical evaluation with genetic prediction[J]. Crop and Pasture Science, 2014, 65(4): 311-336.
- [19] Loeffler C M, Wei J, Fast T, et al. Classification of maize environments using crop simulation and geographic information systems[J]. Crop Sci., 2005, 45: 1708-1716.
- [20] 刘金.玉米单倍体自动化鉴别与新型诱导系选育研究[D].中国农业大学,2015.

(责任编辑:李万良)